

CONSERVACIÓN

Prioridades para la conservación de los peces de agua dulce en la Orinoquia andina de Colombia

Priorities for conservation of freshwater fishes in the Andean Orinoco region in Colombia

Jhon Edison Zamudio^{1,2*}, Javier Alejandro Maldonado-Ocampo^{†1}

- Recibido: 19/Feb/2020
- Aceptado: 13/Ene/2021
- Publicación en línea: 25/Ene/2021

Citación: Zamudio JE, Maldonado-Ocampo JA. 2022. Prioridades para la conservación de los peces de agua dulce en la Orinoquia andina de Colombia. *Caldasia* 44(1):41-53. doi: <https://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v44n1.84798>

ABSTRACT

The Andean Orinoco basin in Colombia has been strongly affected by the anthropic impact. Although prioritization efforts have been done in important areas for conservation that have included freshwater fish, they have only considered richness, endemism, and threat status which are insufficient to represent the geographical variability and the distribution patterns of species. In this work, prioritization for the conservation of fishes in the Andean Orinoco is proposed based on three approaches: identification of areas of endemism, risk, and complementarity. The three approaches coincide in the prioritization of the Ariari river sub-basin as the most important for fish conservation, followed by the Guamal River sub-basin, together encompassing 72.35 % of the Andean Orinoco ichthyofauna. Although 47.07% of the study area belongs to some type of protected area, only 0.97 % of the fish records come from national protected areas and 14.8 % from regional areas, highlighting the low knowledge of the freshwater fish diversity in these areas. Environmental authorities, research institutes, and universities are urged to carry out basic research in the protected areas that allow to know its richness and to analyze its effectiveness to conserve ichthyofauna.

Keywords. Andes, areas of endemism, Neotropics, PAE, protected areas.

¹ Laboratorio de Ictiología, Unidad de Ecología y Sistemática (UNESIS), Pontificia Universidad Javeriana, Carrera 7 N° 43-82, Bogotá, D.C., Colombia. Email: jhonedisonzamudio@gmail.com

² Dirección Territorial Orinoquia, Parques Nacionales Naturales de Colombia, Carrera 39 N° 26c-47, Villavicencio, Colombia.

† In memoriam



RESUMEN

La Orinoquia andina en Colombia ha sido muy afectada por la intervención antrópica. Aunque se han realizado ejercicios de priorización de áreas importantes para la conservación que han incluido a los peces de agua dulce, estos sólo han tenido en cuenta variables como la riqueza, endemismos y estatus de amenaza, que resultan insuficientes para representar la variabilidad geográfica y los patrones de distribución de las especies. En este trabajo, se propone una priorización para la conservación de los peces en la Orinoquia andina a partir de tres enfoques: identificación de áreas de endemismo, riesgo y complementariedad. Los tres enfoques coinciden en la priorización de la subcuenca del río Ariari como la más importante para la conservación de los peces, seguida por la subcuenca del río Guamal, abarcando en conjunto el 72,35 % de la ictiofauna de la Orinoquia Andina. Aunque el 47,07 % del área de estudio pertenece a algún tipo de área protegida, solo el 0,97 % de los registros de peces provienen de áreas protegidas nacionales y el 14,8 % de áreas regionales, resaltando el bajo conocimiento de la diversidad de peces en estas áreas. Se exhorta a las autoridades ambientales, institutos de investigación y universidades, a realizar investigación básica en las áreas protegidas, que permitan conocer su riqueza y analizar su efectividad para conservar la ictiofauna.

Palabras clave. Andes, áreas de endemismo, Neotrópico, PAE, áreas protegidas.

INTRODUCCIÓN

El Neotrópico es la región más diversa en peces dulceacuícolas del mundo (Albert y Reis 2011). En su territorio, que equivale al 12 % de la superficie continental terrestre, habitan un poco más de 6200 especies que representan cerca del 40 % de los peces de agua dulce conocidos (Reis *et al.* 2016, Albert *et al.* 2020). A pesar de esta riqueza, es la segunda región con mayor proporción de especies en riesgo de extinción (Collen *et al.* 2014) debido a una serie de amenazas como cambios en el uso del suelo, construcción de hidroeléctricas y embalses, urbanización, agricultura y sobrepesca (Barletta *et al.* 2016, Reis *et al.* 2016). La cuenca del Orinoco no es la excepción, siendo las más importantes amenazas el bloqueo y alteración del flujo para crear reservorios para usos urbanos y agrícolas, contaminación del agua, alteración de humedales, minería e hidrocarburos, transporte fluvial, sobrepesca e introducción de especies exóticas y trasplantadas (Lasso *et al.* 2016), algunas de las cuales afectan la franja andina de la cuenca (Lasso *et al.* 2010, Anderson y Maldonado-Ocampo 2011).

No obstante, y con el fin de contrarrestar las amenazas para la biodiversidad, algunas zonas de la Orinoquia andina han sido propuestas como áreas para la conservación de la biodiversidad en ejercicios de priorización que han

empleado datos sobre peces dulceacuícolas. Así, por ejemplo, la evaluación realizada por Portocarrero-Aya *et al.* (2014) para el 60 % del territorio continental de Colombia, destacó las partes altas de los ríos Guaviare, Meta y Arauca como importantes para la conservación. Lasso *et al.* (2011) utilizando todos los grupos de vertebrados ya habían priorizado estas zonas de la Orinoquia andina, además de las subcuencas de los ríos Cusiana, Cravo Sur y Casanare, así como un corredor entre los parques nacionales naturales Cordillera de los Picachos y Chingaza, que cubre las cabeceras de los ríos Guayabero, Ariari, Guayuriba y Guatiquía. Por su parte, Trujillo *et al.* (2011) seleccionaron a las subcuencas de los ríos Cusiana y Cravo Sur como las más importantes para la conservación de los peces en el departamento de Casanare mientras que otros ejercicios de priorización en la región, incluyeron parte de la Orinoquia andina en sus resultados (Lasso *et al.* 2010, Corzo *et al.* 2011). Estos ejercicios de priorización en la cuenca del Orinoco han servido para planear el fortalecimiento del Sistema Nacional de Áreas Protegidas, integrado por figuras de protección como los parques nacionales naturales, parques naturales regionales, distritos nacionales y regionales de manejo integrado, distritos de conservación de suelos y reservas naturales de la sociedad civil entre otras.

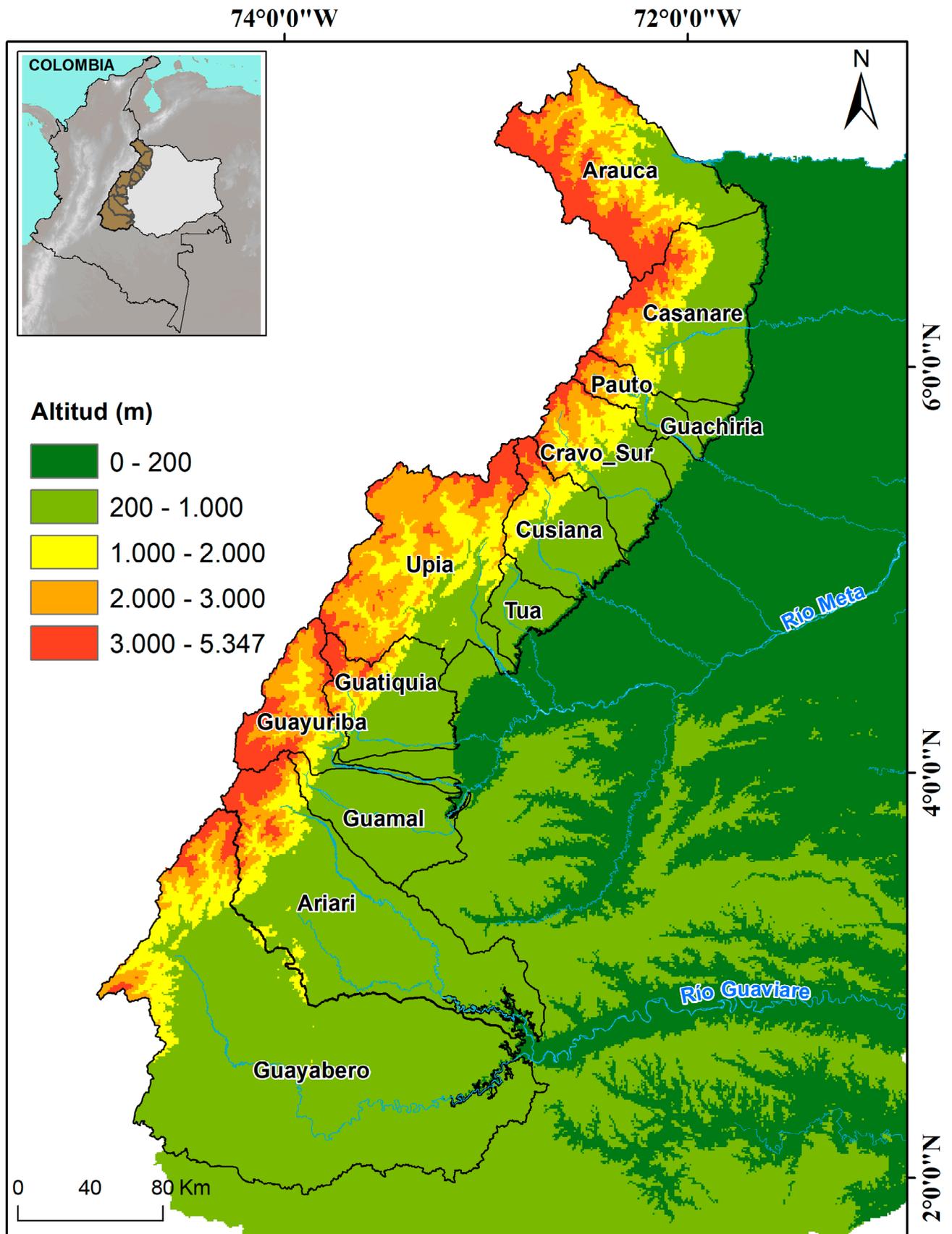


Figura 1. Área de estudio en la Orinoquia andina de Colombia. Subcuencas individuales delineadas en negro.

Sin embargo, estas evaluaciones han considerado principalmente criterios de riqueza total de especies y número de especies endémicas y amenazadas, mientras que poco han tenido en cuenta valores de complementariedad o aspectos biogeográficos y de riesgo para la ictiofauna. La priorización de áreas usando criterios individuales de diversidad como la riqueza, aunque es útil en conservación (Myers *et al.* 2000), genera la identificación de áreas dispersas que poco coinciden con los resultados obtenidos usando otros criterios individuales (Orme *et al.* 2005, Tognelli *et al.* 2018), lo cual dificulta enfocar los esfuerzos de conservación. Por lo tanto, la integración de varias herramientas de priorización, optimizan el grado de resolución para enfocar estos esfuerzos y dan mayor solidez al seleccionar áreas mínimas que representen la mayor riqueza y variabilidad de procesos relacionados con el grupo biológico de interés (Sarkar *et al.* 2006, 2009).

En este trabajo, se implementa un enfoque que integra aspectos biogeográficos, de complementariedad y de riesgo, con el fin de priorizar subcuencas para la conservación de los peces de agua dulce en la Orinoquia andina de Colombia y analizar su relación con las áreas protegidas existentes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio abarca la Orinoquia andina de Colombia que corresponde al área de la cuenca del río Orinoco ubicada sobre la cordillera oriental de los Andes, desde los 200 m de altitud hasta la divisoria de aguas entre el flanco occidental y oriental de la cordillera Oriental (Rosales *et al.* 2010) (Fig. 1). Su área cubre desde 1°57' Norte hasta 7°28' Norte y desde 71°37' Oeste hasta 74°40' Oeste. Cubre las ecorregiones de piedemonte del Orinoco y Andes altos del Orinoco descritas por Abell *et al.* (2008) y las ecorregiones de piedemonte bajillanura, piedemonte altillanura guayanesa, altillanura guayanesa y serranía de La Macarena propuestas por Mesa *et al.* (2016). En este estudio se incluyeron las trece subcuencas principales que drenan la Orinoquia andina con los ríos Guayabero y Ariari que conforman la parte alta del río Guaviare, los ríos Guamal, Guayuriba, Guatiquía, Upía, Túa, Cusiana, Cravo Sur, Pauto, Guachiría y Casanare que son los principales afluentes del río Meta, y el río Arauca al norte, en los límites con Venezuela. Dado que todos estos ríos tienen un origen andino, sus aguas son bien oxigenadas y transportan una gran

carga de nutrientes y sedimentos en suspensión hacia el río Orinoco (Lasso *et al.* 2010).

Priorización por áreas de endemismo

Se realizó el inventario de especies de peces en la Orinoquia andina mediante la revisión de especímenes depositados en las colecciones ictiológicas del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH-P), Instituto de Ciencias Naturales, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia (ICNMHN), Museo Javeriano de Historia Natural “Lorenzo Uribe, S.J.”, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá (MPUJ) y Colección Zoológica, Facultad de Ciencias, Universidad del Tolima, Ictiología (CZUT-IC). Con esta información se construyó una matriz binaria de especies *vs.* subcuencas (presencia = 1; ausencia = 0) en el programa Mesquite versión 3.10 (Maddison y Maddison 2016) donde las especies son representadas en las columnas y las unidades de análisis (subcuencas) en las filas, agregando un área ancestral hipotética donde todas las especies están ausentes. De esta matriz se excluyeron las especies distribuidas en una sola subcuenca, las registradas en la Orinoquia andina pero cuya distribución principal abarca las tierras bajas de la cuenca del Orinoco y las especies cuya taxonomía aún no es clara. Con la matriz resultante conformada por 80 especies distribuidas en las trece subcuencas (Anexo 1 en material suplementario), se realizó un Análisis de Parsimonia de Endemicidad (PAE) según lo propuesto por Morrone (2014) en el programa TNT versión 1.1 (Goloboff *et al.* 2008), utilizando el algoritmo de búsqueda heurística con 100 réplicas y diez árboles por réplica.

Cuando se obtiene un patrón anidado de áreas de endemismo, son prioritarias las cuencas que forman el área de menor nivel ya que estas contienen no solo las especies endémicas de dicha área, sino también las de las áreas mayores (Posadas y Miranda-Esquivel 1999). De esta manera, la priorización de cada subcuenca se realizó según su pertenencia a una o más áreas de endemismo, siendo prioritarias las que pertenecieran al mayor número de áreas. En caso de que dos subcuencas pertenecieran al mismo número de áreas, el orden de priorización fue de mayor a menor riqueza.

Priorización por riesgo

Como medida del riesgo para los peces, se realizó un análisis de amenazas y vulnerabilidad para cada una de las subcuencas. Se consideraron ocho amenazas para la ictio-

fauna: sobrepesca, contaminación del agua, presencia de especies introducidas, minería y extracción de materiales de cantera, deforestación, cultivos ilícitos, presencia de hidroeléctricas y extracción de hidrocarburos. Como criterios de vulnerabilidad se evaluó la riqueza de especies amenazadas y tamaño de la subcuenca. Adicional a esto se consideró como oportunidad para la conservación de los peces, la riqueza total de especies en cada subcuenca, la riqueza de especies endémicas y la inclusión de las subcuencas en algún área protegida del orden nacional o regional (**Anexo 2 en material suplementario**).

Para calificar el grado de incidencia de cada amenaza, vulnerabilidad y oportunidad en las subcuencas individuales, se establecieron cuatro categorías con un valor de calificación para cada una así: muy baja=1, baja=2, media=3 y alta=4. La asignación de la categoría correspondiente a cada amenaza por cuenca se realizó mediante el cálculo del rango ($\text{Rango} = \text{Valor máximo} - \text{Valor mínimo}$), a partir del cual se determinó la amplitud de cada categoría ($\text{Amplitud} = \text{Rango} / 4$). La suma del valor mínimo más la amplitud corresponde a la categoría Muy baja, valor mínimo más dos veces la amplitud equivale a la categoría Baja y así sucesivamente para las cuatro categorías (**Anexo 3 en material suplementario**). El valor para la priorización de cada subcuenca según su importancia para la conservación de los peces se determinó mediante el algoritmo $P = (\sum \text{Amenazas} * 0,6) + (\sum \text{Vulnerabilidad} * 0,15) + (\sum \text{Oportunidad} * 0,25)$ siendo los mayores valores correspondientes a las cuencas más prioritarias. Se les asignó un mayor valor a las amenazas ya que están directamente relacionadas con la pérdida de biodiversidad (Barletta *et al.* 2016, Reis *et al.* 2016), aunque se consideró también que la pertenencia a áreas protegidas es de gran importancia para la conservación de los peces (Tognelli *et al.* 2018). En el caso hipotético en que todas las amenazas, vulnerabilidad y oportunidad obtengan una puntuación de cuatro (categoría Alta), el valor máximo que puede obtener este algoritmo para una subcuenca sería de 23,4.

Priorización por complementariedad

La complementariedad, entendida como el grado de disimilitud en la composición de especies entre cada par de subcuencas, se calculó con el Índice de Complementariedad (IC) de Colwell y Coddington (1994): $C = (A+B-2C) / (A+B-C)$ donde A es el número de especies en la subcuenca A, B es el número de especies en la subcuenca B y C es el número de especies compartidas entre ambas subcuencas.

El valor de complementariedad varía entre cero, cuando ambas unidades de análisis son idénticas, hasta uno cuando las dos unidades son totalmente complementarias, es decir, no comparten ninguna especie.

Siguiendo lo propuesto por Humphries *et al.* (1991) la priorización se realizó seleccionando las subcuencas que en conjunto tuvieran la mayor diversidad de especies de peces. De esta manera, como primera opción se eligió a la subcuenca con mayor riqueza, seguida por la subcuenca con el mayor número de especies adicionales o complementarias, es decir, las que no estaban en la primera subcuenca y así sucesivamente hasta alcanzar el 100 % de representatividad de la riqueza de peces (Faith y Walker 1996).

Representación de subcuencas priorizadas en áreas protegidas

El mapa de áreas priorizadas con los tres procedimientos anteriores fue contrastado con los mapas de áreas protegidas de orden nacional y regional contenidos en el Registro Único Nacional de Áreas Protegidas de Parques Nacionales Naturales de Colombia (PNN 2016), con el fin de calcular el porcentaje de área de cada cuenca dentro de algún tipo de área protegida. Adicional a esto, se realizó la superposición de los registros de peces en la Orinoquia andina sobre las áreas protegidas para estimar el grado de conocimiento sobre la diversidad de peces en los Parques Nacionales Naturales, y su representatividad en las colecciones ictiológicas de Colombia. Todos los análisis cartográficos fueron realizados en el Software ArcMap versión 10.1 (ESRI 2012).

RESULTADOS

Subcuencas prioritarias por áreas de endemismo

El PAE encontró doce cladogramas de área con igual número de pasos (204), los cuales se resumieron en un cladograma de consenso estricto. Se identificaron tres áreas de endemismo dispuestas en un patrón anidado donde un área general denominada Orinoquia andina (A) de la cual hacen parte todas las subcuencas analizadas, contiene una de menor tamaño que se denominó Orinoquia andina sur (B) conformada por los ríos Guayabero, Ariari, Guamal y Guatiquía, dentro de la cual se encuentra incluida un área más pequeña nombrada Alto río Guaviare (C) formada por las subcuencas de los ríos Ariari y Guayabero (**Fig. 2**).

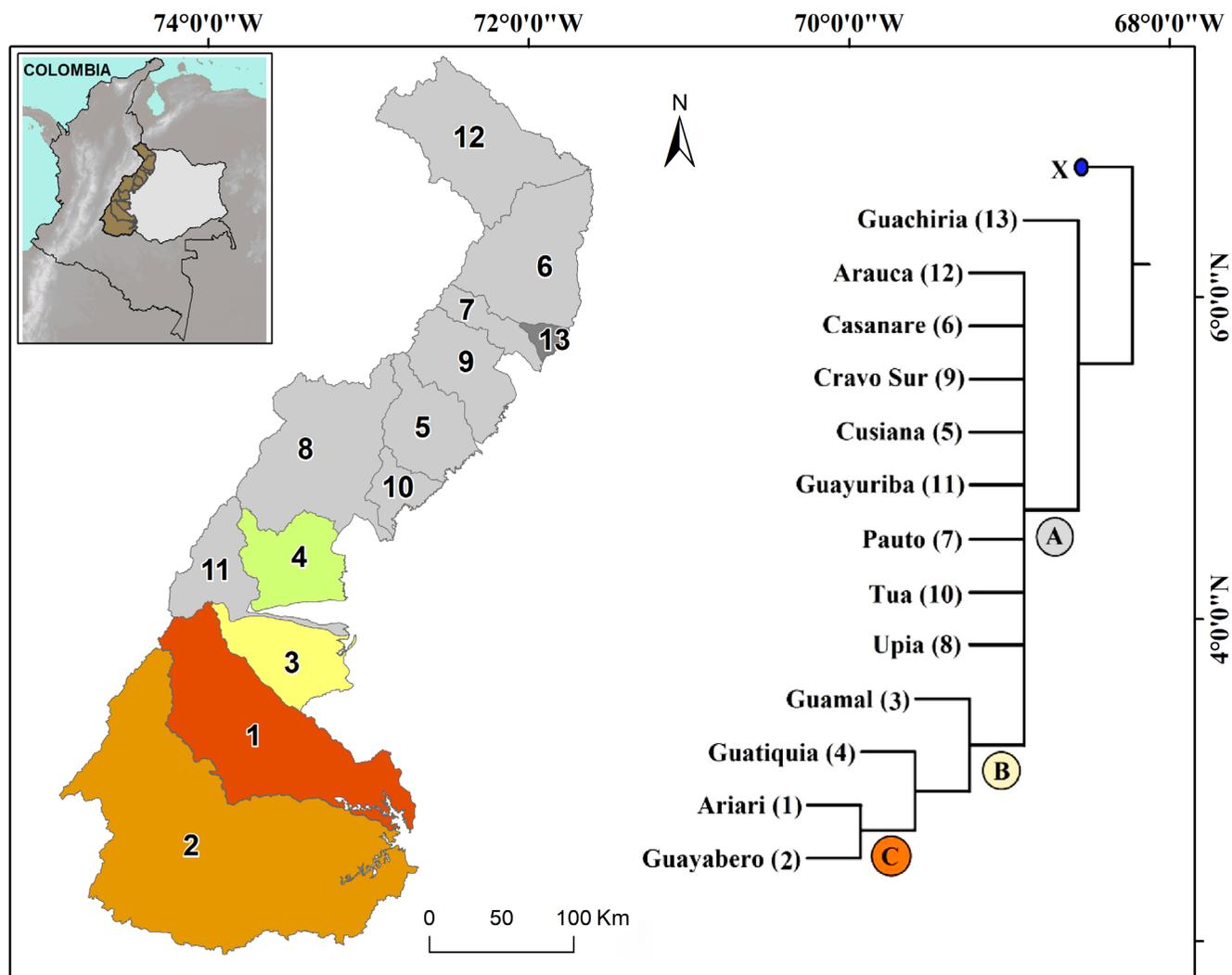


Figura 2. Áreas de endemismo identificadas en la Orinoquia andina de Colombia. a, Orinoquia andina, b, Orinoquia andina sur, c, Alto río Guaviare. Los números indican el orden de prioridad para la conservación de los peces según su pertenencia a áreas de endemismo.

El patrón anidado de áreas de endemismo permite la priorización del Alto río Guaviare como importante para la conservación de los peces, ya que contiene una composición única de especies y un alto grado de endemismo, además de representar la ictiofauna de las dos áreas de endemismo superiores. Aunque las dos subcuencas que conforman esta área de endemismo agrupan 238 especies, la mayor riqueza registrada en la cuenca del río Ariari (204 especies), la convierten en la cuenca prioritaria para la conservación de la ictiofauna según el esquema de priorización por áreas de endemismo (Tabla 1).

Subcuencas prioritarias por riesgo

El análisis de riesgo aplicado a cada subcuenca de la Orinoquia andina arrojó una mayor puntuación para el río Ariari (13,65) seguida por los ríos Guamal con 13,2 y Guatiquía

con 12,8 (Tabla 1, Anexo 4 en material suplementario). Las ocho amenazas consideradas tienen una incidencia variable en cada subcuenca, aunque es destacable la presencia de especies introducidas en los ecosistemas acuáticos del área de estudio, así como la extracción de material del lecho de los ríos y contaminación del agua, principalmente por la descarga de aguas residuales domésticas de las ciudades más pobladas.

El análisis de riesgo permite seleccionar a la subcuenca del río Ariari como prioritaria para la conservación ya que expresa un alto grado de amenazas para la ictiofauna, en ella se concentra la mayor riqueza de especies y el mayor número de especies endémicas de la Orinoquia andina y una de las mayores representaciones en áreas protegidas del orden nacional y regional.

Subcuencas prioritarias por complementariedad

En la Orinoquia andina se encontró una alta diversidad beta, con un índice de complementariedad (IC) superior a 0,50 entre todas las subcuencas (**Anexo 5 en material suplementario**). Esto quiere decir que, aunque existe una ictiofauna común a toda la Orinoquia andina, cada subcuenca registra especies únicas.

El ejercicio de priorización por complementariedad seleccionó a la subcuenca del río Ariari como prioritaria para la conservación de los peces ya que registra 204 especies que equivalen al 56,98 % de la riqueza íctica de la Orinoquia andina (**Tabla 1**). Esta subcuenca, junto con la del río Guamal, que aporta 55 especies complementarias, agrupan el 72,35 % de la ictiofauna del área de estudio y representan dos afluentes del río Orinoco: el Guaviare y el Meta respectivamente.

Representación de cuencas priorizadas en áreas protegidas

La subcuenca del río Ariari cuenta con 15,43 % de su área representada en los Parques Nacionales Naturales Sierra de la Macarena y Sumapaz, mientras que la subcuenca del río Guayabero está contenida en un 43,73 % en los Parques Nacionales Naturales Sierra de la Macarena, Cordillera de los Picachos, Tinigua y Sumapaz. Por su parte, el área protegida de carácter regional Distrito de Manejo Integrado Ariari-Guayabero cubre 65,67 % de la subcuenca del río Ariari, y el 49,51 % de la subcuenca del río Guayabero, siendo las más representadas en áreas protegidas de la Orinoquia andina. Sin embargo, al superponer los registros ictiológicos documentados en las colecciones del país, sólo el 0,97 % provienen de áreas protegidas nacionales y el 14,8 % de áreas regionales (**Fig. 3**). La subcuenca del río Guamal, la cual obtuvo la segunda puntuación de priorización por riesgo y por complementariedad, no tiene representación en ningún tipo de área protegida.

DISCUSIÓN

Subcuencas prioritarias para la conservación

La combinación de análisis de áreas de endemismo, riesgo y complementariedad permitió la identificación de las subcuencas de los ríos Ariari y Guamal como prioritarias para la conservación de los peces de agua dulce. Resultados similares fueron obtenidos por Lasso *et al.* (2011, 2016) y Portocarrero-Aya *et al.* (2014), donde estas dos subcuencas hacen parte de las áreas priorizadas en las cabeceras de los ríos Guaviare y Meta.

La subcuenca del río Ariari junto con la del río Guayabero, conforman las cabeceras del río Guaviare, uno de los principales afluentes del río Orinoco, destacándose su alta riqueza de peces (204 especies), la presencia de 50 especies endémicas de la Orinoquia andina y la reciente descripción de cinco especies nuevas con distribución exclusiva en el alto Guaviare (*Bryconamericus macarenae* Román-Valencia, García-Alzate, Ruiz-C, Taphorn, 2010, *Crea-grutus maculosus* Román-Valencia, García-Alzate, Ruiz-C, Taphorn, 2010, *Tyttocharax metae* Román-Valencia, García-Alzate, Ruiz-C, Taphorn, 2012, *Chrysobrycon guahibo* Vanegas-Ríos, Urbano-Bonilla, Azpelicueta, 2015 y *Farlowella mitoupibo* Ballen, Urbano-Bonilla, Zamudio, 2016), lo cual la convierte en un área de gran importancia para la conservación de los peces. La incidencia de amenazas para la ictiofauna tales como la extracción de materiales del lecho del río, la presencia de cultivos ilícitos, la deforestación y la presencia de especies introducidas, urge la implementación de medidas de manejo para garantizar la permanencia de dicha diversidad a largo plazo.

La segunda subcuenca en orden de prioridad para la conservación de los peces fue la del río Guamal, la cual hace parte de las cabeceras del río Meta (Machado-Allison *et al.* 2010). En esta cuenca la principal amenaza es la extracción de hidrocarburos con sus impactos asociados, sumado a la contaminación del agua y la extracción de peces con fines comerciales, principalmente peces ornamentales (Ajiaco-Martínez *et al.* 2012). Aunque esta cuenca no estaba contenida en ningún tipo de área protegida al momento del análisis, sí estaba priorizada en la agenda para la declaratoria de nuevas áreas protegidas de Parques Nacionales Naturales (PNN 2017) junto con el alto río Manacacías (Lasso *et al.* 2011), y una parte de esta cuenca fue declarada Parque Natural Regional Bosque de Los Guayupes en el año 2018.

La identificación de centros de biodiversidad y áreas prioritarias para la conservación tradicionalmente ha considerado variables como la riqueza de especies (Myers *et al.* 2000, Oberdorff *et al.* 2011), el grado de endemidad (Tedesco *et al.* 2012), la oportunidad para la conservación (Baldi *et al.* 2017) y la rareza de los ecosistemas entre otros aspectos. No obstante, el uso de herramientas complementarias que tengan en cuenta otras variables útiles en conservación, tales como las áreas de endemismo, el riesgo y la complementariedad, puede afinar en gran medida las áreas seleccionadas (García-Marmolejo *et al.* 2008).

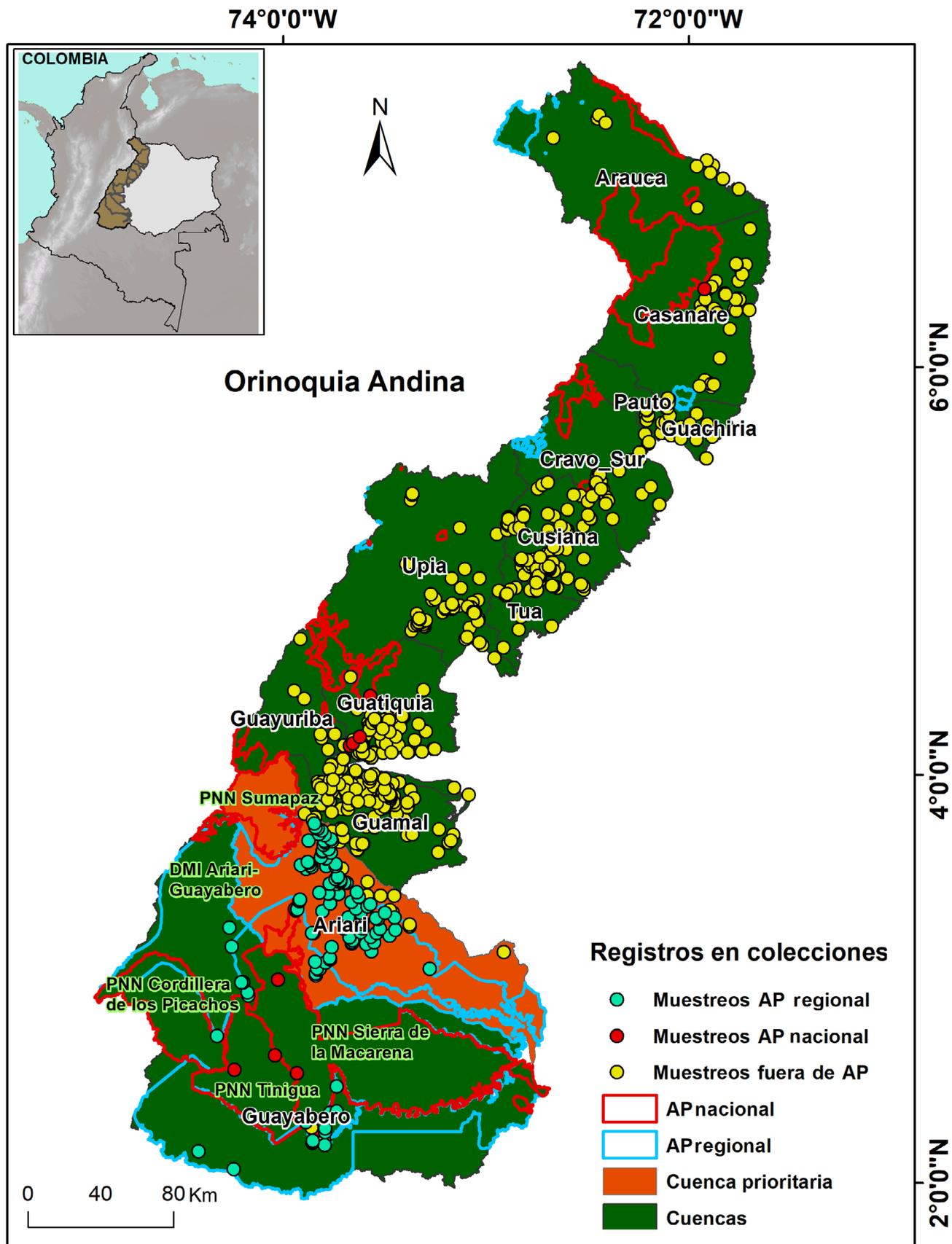


Figura 3. Registros ictiológicos y representación de la subcuenca prioritaria para la conservación de los peces en áreas protegidas (AP) de Colombia.

En ese sentido, los estudios que han usado el PAE para la selección de áreas prioritarias para la conservación basados en la identificación de áreas de endemismo, han resaltado su utilidad cuando se obtienen patrones anidados ya que las áreas menores representan la composición y riqueza de las áreas de endemismo más grandes (Posadas y Miranda-Esquivel 1999, Luna Vega *et al.* 2003, Álvarez-Mondragón y Morrone 2004, Löwenberg-Neto y de Carvalho 2004). En este trabajo se identificaron áreas anidadas en la Orinoquia andina, lo cual destaca el uso de herramientas biogeográficas en la priorización cuando se dispone de información sobre la distribución de las especies de interés.

El análisis de riesgo empleado aquí, el cual incluye la dimensión de amenazas y vulnerabilidad a las que están sometidas las cuencas hidrográficas y su efecto sobre las comunidades de peces, permite un mayor grado de certeza en la selección de áreas. Los ecosistemas de agua dulce están experimentando fuertes impactos antrópicos (Reis *et al.* 2016), por lo cual la inclusión del riesgo en la planeación de la conservación en Colombia ha tenido gran importancia

(Lasso *et al.* 2011, Portocarrero-Aya *et al.* 2014, Lasso *et al.* 2016, Mesa-S *et al.* 2017, Tognelli *et al.* 2018).

Por su parte, el entendimiento y uso de la complementariedad en la planificación de la conservación es crucial para proteger la diversidad regional (Justus y Sarkar 2002, Sarkar *et al.* 2006, Socolar *et al.* 2016), ya que facilita la conservación de una máxima diversidad en la menor área posible (Humphries *et al.* 1991, Kati *et al.* 2004). Este análisis permitió la priorización de las subcuencas de los ríos Ariari y Guamal, ya que, conservando estas dos áreas, se estaría protegiendo el 72,35 % de las especies de peces de la Orinoquia andina (Tabla 1).

Así, la combinación de los resultados del PAE con los análisis de riesgo y complementariedad permitió reducir las áreas seleccionadas a solo dos subcuencas que optimizan los patrones de distribución y la riqueza de peces (Posadas y Miranda-Esquivel 1999). La coincidencia de diferentes enfoques de priorización en estas subcuencas, son un soporte que debe motivar la implementación de medidas de manejo y conservación, las cuales deben ser

Tabla 1. Orden de prioridad para la conservación de los peces en las trece subcuencas de la Orinoquia andina según áreas de endemismo, riesgo y complementariedad.

Orden de prioridad	Áreas de endemismo			Riesgo		Complementariedad		
	Subcuenca	Número de áreas de endemismo	Riqueza	Subcuenca	Valor de priorización	Subcuenca	# de especies complementarias	% acumulativo de representatividad
1	Ariari	3	204	Ariari	13,65	Ariari	204	56,98
2	Guayabero	3	133	Guamal	13,2	Guamal	55	72,35
3	Guamal	2	174	Guatiquía	12,8	Cusiana	36	82,40
4	Guatiquía	2	138	Upía	11,35	Guatiquía	20	87,99
5	Cusiana	1	159	Guayabero	11,2	Guayabero	16	92,46
6	Casanare	1	104	Guayuriba	10,15	Pauto	11	95,53
7	Pauto	1	102	Arauca	10	Casanare	6	97,21
8	Upía	1	70	Túa	9,1	Guachiría	4	98,32
9	Cravo Sur	1	65	Cusiana	9	Upía	3	99,16
10	Túa	1	51	Cravo Sur	8,35	Cravo Sur	2	99,72
11	Guayuriba	1	43	Guachiría	8,25	Túa	1	100,00
12	Arauca	1	26	Casanare	7,85	Guayuriba	0	100,00
13	Guachiría	0	49	Pauto	7,8	Arauca	0	100,00

urgentes considerando que uno de los catorce centros de pérdida de área de humedales de Colombia cubre parte del alto río Meta y del alto río Guaviare (Patiño y Estupiñán-Suárez 2016).

El hecho de que las dos cuencas priorizadas sean espacialmente contiguas y pertenezcan a dos sistemas de drenaje diferentes (Meta y Guaviare), es una muy buena aproximación al criterio de conectividad empleado para la selección de áreas prioritarias para la conservación en ecosistemas de agua dulce (Moilanen *et al.* 2008). Sin embargo, ejercicios posteriores incluyendo aspectos de la relación sociedad-naturaleza tales como el uso del suelo y los servicios ecosistémicos, así como metas de conservación específicas en programas de priorización de áreas, podrían reducir aún más las áreas para optimizar los esfuerzos de conservación.

Efectividad de las áreas protegidas para la conservación de los peces

La efectividad de las áreas protegidas para conservar la biota acuática ha sido recientemente cuestionada tanto en el Neotrópico (Ramírez *et al.* 2011, Rodríguez-Olarte *et al.* 2011, Tognelli *et al.* 2018) como en Norteamérica (Grantham *et al.* 2017), bien sea porque no representan la diversidad que se espera que conserve, o por el escaso conocimiento de la ictiofauna que habita al interior de dichas áreas. En la Orinoquia andina de Colombia se presenta este último caso ya que, si bien el 47,07 % de las cuencas del área de estudio pertenece a algún tipo de área protegida, casi todo el conocimiento de los peces en esas cuencas se ha generado a partir de investigaciones y recolecciones realizadas por fuera de dichas áreas, siendo solo el 0,97 % y el 14,8 % de los registros provenientes de áreas protegidas de orden nacional y regional respectivamente (Fig. 3). Es decir, poco se conoce la biodiversidad que se está conservando dentro de las áreas protegidas de la región y existe muy poca información que la soporte (Sarkar *et al.* 2009). Esto debe llamar la atención de las autoridades ambientales para que enfoquen parte de sus esfuerzos hacia el inventario y documentación de la biodiversidad que habita en las áreas protegidas, más cuando la toma de decisiones sobre la gestión de estas áreas debe estar basada en evidencia científica (Giehl *et al.* 2017).

Sánchez-Duarte y Lasso (2013) encontraron que los esfuerzos de conservación de los peces han sido muy poco efectivos en Colombia y han urgido la necesidad de priorizar ecosistemas acuáticos para garantizar su protección.

Aunque la cuenca del río Ariari tiene parte de su territorio en alguna área protegida, la implementación de alguna figura de protección específica para ecosistemas acuáticos y peces, que incluya a las dos subcuencas priorizadas podría incrementar su grado de conservación. Una manera de incluir estas cuencas como parte del portafolio de áreas prioritarias para la conservación de la cuenca del Orinoco, es mediante la designación de estos ríos como humedales de importancia RAMSAR (Convención de Ramsar sobre los Humedales), figura que propende por la conservación de los ecosistemas acuáticos y su biota asociada (Usma-Oviedo *et al.* 2014). Dado que la declaratoria de áreas en cualquier figura de protección es un proceso a largo plazo, un esfuerzo a corto plazo por conocer la ictiofauna presente en los ríos y caños de las áreas protegidas actuales, especialmente en los Parques Nacionales Naturales Sierra de la Macarena, Tinigua y Cordillera de los Picachos, será un gran avance para la gestión de la conservación de los peces.

A pesar de las críticas sobre la efectividad de las áreas protegidas, es claro que éstas pueden jugar un papel crucial en la conectividad entre ecosistemas (Saura *et al.* 2017, Tognelli *et al.* 2018) y para la conservación de los peces, no solo porque proveen refugios donde se minimizan los impactos humanos, sino porque actúan como fuente de recursos pesqueros hacia el resto de la cuenca (Penha *et al.* 2014), de los cuales depende una buena parte de la población en la Orinoquia.

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Los anexos 1, 2, 3, 4 y 5 se presentan como material suplementario.

PARTICIPACIÓN DE AUTORES

JZ concepción, diseño, toma de datos, análisis y escritura del documento y JAMO concepción, diseño, toma y análisis de datos.

AGRADECIMIENTOS

A los integrantes del Laboratorio de Ictiología de la Pontificia Universidad Javeriana por su apoyo en la identificación del material revisado. A los curadores de las colecciones ictiológicas de Colombia, Saúl Prada Pedreros (MPUJ), Carlos DoNascimento (IAvH-P), José Iván

Mojica (ICNMFH) y Francisco Villa Navarro (CZUT-IC) por facilitar el acceso a sus bases de datos y la revisión del material alojado en sus instituciones. A Jorge Hernández por su ayuda en la elaboración de los mapas. El editor y tres revisores anónimos aportaron valiosas sugerencias para mejorar el manuscrito. JZ agradece especialmente a Javier Alejandro Maldonado-Ocampo (Q.E.P.D.) por su apoyo, amistad y guía incondicional para la realización de este trabajo, dedicado a su memoria.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no existe conflicto de intereses.

LITERATURA CITADA

- Abell R, Thieme ML, Revenga C, Bryer M, Kottelat M, Bogutskaya N, Coad B, Mandrak N, Balderas SC, Bussing W, Stiassny MLJ, Skelton P, Allen GR, Unmack P, Naseka A, Ng R, Sindorf N, Robertson J, Armijo E, Higgins JV, Heibel TJ, Wikramanayake E, Olson D, López HL, Reis RE, Lundberg JG, Sabaj Pérez MH, Petry P. 2008. Freshwater ecoregions of the world: A new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience*. 58(5):403–414. doi: <https://doi.org/10.1641/B580507>
- Ajiaco-Martínez RE, Ramírez-Gil H, Sánchez-Duarte P, Lasso CA, Trujillo F, editores. 2012. IV. Diagnóstico de la pesca ornamental en Colombia. Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Albert JS, Reis RE, editores. 2011. Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes. Berkeley, California: University of California Press.
- Albert JS, Tagliacollo VA, Dagosta F. 2020. Diversification of Neotropical freshwater fishes. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 51: 27-53. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-011620-031032>
- Álvarez-Mondragón E, Morrone JJ. 2004. Propuesta de áreas para la conservación de aves de México, empleando herramientas panbiogeográficas e índices de complementariedad. *Inter-ciencia*. 29:112–120.
- Anderson EP, Maldonado-Ocampo JA. 2011. A regional perspective on the diversity and conservation of tropical Andean fishes. *Conserv. Biol.* 25(1):30–39. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01568.x>
- Baldi G, Teixeira M, Martin OA, Grau HR, Jobbágy EG. 2017. Opportunities drive the global distribution of protected areas. *PeerJ* 5:e2989. doi: <https://doi.org/10.7717/peerj.2989>
- Barletta M, Cussac VE, Agostinho AA, Baigún C, Okada EK, Cate-lla AC, Fontoura NF, Pompeu PS, Jimenez-Segura LF, Batista VS, Lasso CA, Taphorn DC, Fabrè NN. 2016. Fisheries ecology in South American river basins. En: Craig JF, editor. *Freshwater Fisheries Ecology*. Oxford, UK: John Wiley & Sons. p. 311–348.
- Collen B, Whitton F, Dyer EE, Baillie JE, Cumberlidge N, Darwall WRT, Pollock C, Richman NI, Soulsby A-M, Böhm M. 2014. Global patterns of freshwater species diversity, threat and endemism. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23(1):40–51. doi: <https://doi.org/10.1111/geb.12096>
- Colwell RK, Coddington JA. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 345:101–118. doi: <https://doi.org/10.1098/rstb.1994.0091>
- Corzo G, Londoño-Murcia MC, Ramírez W, García H, Lasso CA, Salamanca B, editores. 2011. Planeación ambiental para la conservación de la biodiversidad en las áreas operativas de Ecopetrol localizadas en el Magdalena Medio y los Llanos Orientales de Colombia. Bogotá D.C.: Instituto Alexander von Humboldt y Ecopetrol S.A.
- ESRI 2012. ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute. [Revisada en: 20 Oct 2016]. <https://www.esri.com/es-es/home>
- Faith DP, Walker PA. 1996. How do indicator groups provide information about the relative biodiversity of different sets of areas? On hotspots, complementarity and patterns-based approaches. *Biodivers. Lett.* 3(1):18–25. doi: <https://doi.org/10.2307/2999706>
- García-Marmolejo G, Escalante T, Morrone JJ. 2008. Establecimiento de prioridades para la conservación de mamíferos terrestres neotropicales de México. *Mastozool. Neotrop.* 15: 41–65.
- Giehl ELH, Moretti M, Walsh JC, Batalha MA, Cook CN. 2017. Scientific Evidence and Potential Barriers in the Management of Brazilian Protected Areas. *PLoS ONE*. 12:e0169917. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169917>
- Goloboff PA, Farris JS, Nixon KC. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*. 24(5):1–13. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x>
- Graham TE, Fesenmyer KA, Peek R, Holmes E, Quiñones RM, Bell A, Santos N, Howard JK, Viers JH, Moyle PB. 2017. Missing the boat on freshwater fish conservation in California. *Conserv. Lett.* 10(1):77–85. doi: <https://doi.org/10.1111/conl.12249>
- Humphries CJ, Vane-Wright RI, Williams PH. 1991. Biodiversity reserves: setting new priorities for the conservation of wildlife. *Park.* 2:34–38.
- Justus J, Sarkar S. 2002. The principle of complementarity in the design of reserve networks to conserve biodiversity: a preliminary history. *J. Biosci.* 27:421–435. doi: <https://doi.org/10.1007/BF02704970>
- Kati V, Devillers P, Dufrière M, Legakis A, Vokou D, Lebrun P. 2004. Hotspots, complementarity or representativeness? Designing optimal small-scale reserves for biodiversity conservation. *Biol. Conserv.* 120(4):471–480. doi: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.03.020>
- Lasso CA, Usma JS, Trujillo F, Rial A, editores. 2010. Biodiversidad de la cuenca del Orinoco: bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad. Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Bioló-

- gicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle e Instituto de Estudios de la Orinoquia.
- Lasso CA, Rial A, Matallana C, Ramírez W, Señaris J, Díaz-Pulido A, Corzo G, Machado-Allison A, editores. 2011. Biodiversidad de la cuenca del Orinoco. II Áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible. Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Ministerio del Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle de Ciencias Naturales e Instituto de Estudios de la Orinoquia.
- Lasso CA, Machado-Allison A, Taphorn, DC. 2016. Fishes and aquatic habitats of the Orinoco River Basin: diversity and conservation. *J. Fish Biol.* 89(1):174–191. doi: <https://doi.org/10.1111/jfb.13010>
- Löwenberg-Neto P, de Carvalho CJB. 2004. Análise parcimoniosa de endemicidade (PAE) na delimitação de áreas de endemismos: inferências para conservação da biodiversidade na região Sul do Brasil. *Nat. Conservação.* 2:58–65.
- Luna Vega I, Alcántara O, Espinosa D, Morrone JJ. 2003. Historical relationships of the Mexican cloud forests: A preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. *J. Biogeogr.* 26(6):1299–1305. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00361.x>
- Machado-Allison A, Lasso C, Usma-Oviedo J, Sánchez-Duarte P, Lasso-Alcalá O. 2010. Peces. En: Lasso CA, Usma JS, Trujillo F, Rial A, editores. Biodiversidad de la cuenca del Orinoco: bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad. Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle e Instituto de Estudios de la Orinoquia. p. 217–255.
- Maddison WP, Maddison DR. 2016. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis (Version 3.10). [Revisada en: 15 sep 2016]. <http://mesquiteproject.org>
- Mesa LM, Corzo G, Hernández-Manrique OL, Lasso CA, Galvis G. 2016. Ecorregiones dulceacuícolas de Colombia: una propuesta para la planificación territorial de la región trasandina y parte de las cuencas del Orinoco y Amazonas. *Biota Colomb.* 17(2):62–88.
- Mesa-S LM, Córdoba D, Lasso CA. 2017. Peces. En: Lasso CA, Córdoba D, Morales-Betancourt MA, editores. XVI. Áreas clave para la conservación de la biodiversidad dulceacuícola amenazada en Colombia: moluscos, cangrejos, peces, tortugas, crocodílidos, aves y mamíferos. Bogotá, D. C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. p. 123–181.
- Moilanen A, Leathwick J, Elith J. 2008. A method for spatial freshwater conservation prioritization. *Freshw. Biol.* 53(3):577–592. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01906.x>
- Morrone JJ. 2014. Parsimony analysis of endemicity (PAE) revisited. *J. Biogeogr.* 41(5): 842–854. doi: <https://doi.org/10.1111/jbi.12251>
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature.* 403:853–858. doi: <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Oberdorff T, Tedesco PA, Huguency B, Leprieux F, Beauchard O, Brosse S, Dürr HH. 2011. Global and Regional Patterns in Riverine Fish Species Richness: A Review. *Int. J. Ecol.* 2011:1–12. doi: <https://doi.org/10.1155/2011/967631>
- Orme CDL, Davies RG, Burgess M, Eigenbrod F, Pickup N, Olson VA, Webster AJ, Ding T, Rasmussen PC, Ridgely RS, Stattersfield AJ, Bennett PM, Blackburn TM, Gaston KJ, Owens IPF. 2005. Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature.* 436:1016–1019. doi: <https://doi.org/10.1038/nature03850>
- [PNN] Parques Nacionales Naturales de Colombia. 2016. Registro Único Nacional de Áreas Protegidas – RUNAP. [Revisada en: 13 Oct 2016]. <https://www.parquesnacionales.gov.co/porta/es/sistema-nacional-de-areas-prottegidas-sinap/registro-unico-nacional-de-areas-prottegidas/>
- [PNN] Parques Nacionales Naturales de Colombia. 2017. Portafolio de nuevas áreas protegidas del Sistemas de Parques Nacionales de Colombia. [Revisada en: 10 feb 2017]. http://www.parquesnacionales.gov.co/porta/es/sistema-nacional-de-areas-prottegidas-sinap/portafolio-de-nuevas-areas-prottegidas-del-sistemas-de-parques-nacionales/#_ftnref1
- Patiño JE, Estupiñan-Suarez LM. 2016. Hotspots of Wetland Area Loss in Colombia. *Wetlands.* 36:935–943. doi: <https://doi.org/10.1007/s13157-016-0806-z>
- Penha J, Fernandes IM, Suarez YS, Silveira RML, Florentino AC, Mateus L. 2014. Assessing the potential of a protected area for fish conservation in a neotropical wetland. *Biodivers. Conserv.* 23:3185–3198. doi: <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0773-8>
- Portocarrero-Aya M, Corzo G, Diaz-Pulido A, González MF, Longo M, Mesa L, Paz A, Ramírez W, Hernández-Manrique OL. 2014. Systematic Conservation Assessment for Most of the Colombian Territory as a Strategy for Effective Biodiversity Conservation. *Nat. Res.* 5(16):981–1006. doi: <https://doi.org/10.4236/nr.2014.516084>
- Posadas P, Miranda-Esquivel DR. 1999. El PAE (Parsimony Analysis of Endemicity) como una herramienta en la evaluación de la biodiversidad. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 72:530–546.
- Ramírez W, Corzo G, Londoño MC, Lasso CA, Matallana C. 2011. Marco conceptual y metodológico. En: Lasso CA, Usma JS, Trujillo F, Rial A, editores. Biodiversidad de la cuenca del Orinoco: bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad. Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle e Instituto de Estudios de la Orinoquia. p. 34–39.
- Reis RE, Albert JS, Di Dario F, Mincarone MM, Petry P, Rocha LA. 2016. Fish biodiversity and conservation in South America. *J. Fish Biol.* 89(1):12–47. doi: <https://doi.org/10.1111/jfb.13016>
- Rodríguez-Olarte D, Taphorn DC, Lobón-Cerviá J. 2011. Do protected areas conserve neotropical freshwater fishes? A case stu-

- dy of a biogeographic province in Venezuela. *Anim. Biodivers. Conserv.* 34:273–285. doi: <https://doi.org/248920>
- Rosales J, Suárez CF, Lasso CA. 2010. Descripción del medio natural de la cuenca del Orinoco. En: Lasso CA, Usma JS, Trujillo F, Rial A, editores. *Biodiversidad de la cuenca del Orinoco: bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad*. Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle e Instituto de Estudios de la Orinoquia. p. 51–73.
- Sánchez-Duarte P, Lasso CA. 2013. Evaluación del impacto de las medidas de conservación del Libro Rojo de peces dulceacuícolas (2002–2012) en Colombia. *Biota Colomb.* 14:288–312.
- Sarkar S, Pressey RL, Faith DP, Margules CR, Fuller T, Stoms DM, Moffett A, Wilson KA, Williams KJ, Williams PH, Andelman S. 2006. Biodiversity conservation planning tools: present status and challenges for the future. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 31:123–159. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.31.042606.085844>
- Sarkar S, Sanchez-Cordero V, Londoño MC, Fuller T. 2009. Systematic conservation assessment for the Mesoamerica, Chocó, and Tropical Andes biodiversity hotspots: a preliminary analysis. *Biodivers. Conserv.* 18:1793–1828. doi: <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9559-1>
- Saura S, Bastin L, Battistella L, Mandrici A, Dubois G. 2017. Protected areas in the world's ecoregions: How well connected are they?. *Ecol. Indic.* 76:144–158. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.12.047>
- Socolar JB, Gilroy JJ, Kunin WE, Edwards DP. 2016. How should beta-diversity inform biodiversity conservation? *Trends Ecol. Evol.* 31(1):67–80. doi: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>
- Tedesco PA, Leprieur F, Hugueny B, Brosse S, Dürr HH, Beauchard O, Busson F, Oberdorff T. 2012. Patterns and processes of global riverine fish endemism. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21(10):977–987. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00749.x>
- Tognelli MF, Anderson EP, Jiménez-Segura LF, Chuctaya J, Chocano L, Maldonado-Ocampo JA, Mesa-Salazar L, Mojica JI, Carvajal-Vallejos F, Correa V, Ortega H, Rivadeneira-Romero JF, Sánchez-Duarte P, Cox NA, Hidalgo M, Jiménez-Prado P, Lasso CA, Sarmiento J, Velásquez MA, Villa-Navarro FA. 2018. Assessing conservation priorities of endemic freshwater fishes in the Tropical Andes region. *Aquatic Conserv: Mar Freshw Ecosyst.* 29(7):1–10. doi: <https://doi.org/10.1002/aqc.2971>
- Trujillo F, Suárez CF, Usma JS, Trujillo F, Bravo AM, Córdoba M, Villa F, Yara C, Ayala LT, Acosta A, Alfaro JP, Castillo LF, Garavito J, Urbano A, Zamudio J, Peña J, Vergel D, Combariza R, Cuéllar J. 2011. Ecosistemas estratégicos del Casanare: Áreas con alto valor de conservación. En: Usma JS, Trujillo F, editores. *Biodiversidad del departamento de Casanare: identificación de ecosistemas estratégicos*. Bogotá D.C.: Gobernación de Casanare y WWF Colombia. p. 24–49.
- Usma-Oviedo JS, Manrique O, Barrera MX, Lora AM, Domínguez JC, Palacios MC, Zambrano H, Franco-Jaramillo M, Lasso CA, Meléndez M, Varón M. 2014. Proceso de designación de la estrella fluvial Inírida como primer sitio Ramsar en la zona transicional Amazonas-Orinoco. En: Trujillo F, Usma JS, Lasso CA, editores. *Biodiversidad de la estrella fluvial Inírida*. Bogotá D.C.: WWF Colombia, CDA, Fundación Omacha e Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. p. 74–86.